Труды Зоологического института РАН
Том 312, № 1/2, 2008, с. 95–113

УДК 595.782

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ РОДА *BUCCULATRIX* (LEPIDOPTERA: BUCCULATRICIDAE) С УЧЕТОМ ДАННЫХ ПО ОБРАЗУ ЖИЗНИ И ТРОФИЧЕСКИМ СВЯЗЯМ ГУСЕНИЦ

SYSTEMATICS AND PHYLOGENY OF THE GENUS *BUCCULATRIX* (LEPIDOPTERA: BUCCULATRICIDAE) WITH SPECIAL ATTENTION TO LARVAL MODE OF LIFE AND TROPHIC RELATIONSHIPS

С.В. Барышникова

S.V. Baryshnikova

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.- Петербург, Россия; e-mail: parornix@zin.ru

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia; e-mail: parornix@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Рассмотрено положение семейства кривоусых крохоток-молей Bucculatricidae в современных системах чешуекрылых. Приведены краткие характеристики 3 составляющих семейство родов: *Bucculatrix* Zeller, *Leucoedemia* Scoble et Scholtz и *Ogmograptis* Meyrick. С позиций парсимониальной кладистики выполнен филогенетический анализ 16 видовых группировок рода *Bucculatrix*, основанный на 35 морфологических и биологических признаках. Монофилия рода поддержана 5 надежными синапоморфиями. В пределах рода выделяются 5 рано дивергировавших от общего ствола видовых групп (*albella, ceanothiella gnaphaliella, lavaterella, magnella*), а остальные 11 групп (*albedinella, armata, basifuscella, bechsteinella, cidarella, demaryella, endospiralis, formosa, frangutella, ilecella, ulmella*) образуют монофилетическую кладу, поддержанную 1 синапоморфией: наличием продольного ряда шиповидных корнутусов в везике эдеагуса самцов. Обсуждены трофические связи представителей рода *Bucculatrix* и проведено сравнение 2 гипотез последовательности освоения ими таксонов кормовых растений.

Ключевые слова: Bucculatricidae, Bucculatrix, филогенетический анализ

ABSTRACT

The hypotheses concerning position of the family Bucculatricidae in the modern lepidopteran classifications are shortly reviewed. The phylogenetic analysis of the genus *Bucculatrix* was carried out with maximum parsimony approach. Monophyly of the genus is supported by 5 synapomorphies. The genus is splitted into 5 early diverged taxa (species groups: *albella, ceanothiella, gnaphaliella, lavaterella, magnella*) and one monophyletic clade (species groups: (*albedinella, armata, basifuscella, bechsteinella, cidarella, demaryella, endospiralis, formosa, frangutella, ilecella, ulmella*) supported by a synapomorphy: a presence of longitudinal row of cornuti in aedeagus. The groups of *magnella* and *gnaphaliella* are both associated with Asteraceae, the former group retains the ancestral position of the bases of the male tegminal lobes. The group *lavaterella* retains the most archaic structure of the anellus of the male genitalia; all species develop on Malvaceae. Among two other early derivated species-groups, *albella* shows no autapomorphies and *ceanothiella* possesses derivatively bulbous base of the aedeagus, with only Rhamnaceae recorded as their food plants. The monophyletic clade is splitted into two subclades. The subclade formed by *endospiralis* and *formosa* seems to be more primitive, these taxa sharing the presence of the gnathos in males. Within the rest of groups forming another subclade, the relationships between *cidarella, demaryella*, and *ulmella* are supported by one synapomorphy: modified anellus of male genitalia; larvae often feed on amentiferous plants. Other

groups, *albedinella, armata, basifuscella, bechsteinella, frangutella*, and *ilecella* share one derivative character: presence of spines or other sclerotizations in the ductus bursae of females; larvae are known as the miners of various arboreal plants, mainly belonging to the families Rhamnaceae and Rosaceae. Tendencies in the relationships between the moths and their host plants are discussed on the base of the obtained phylogenetic hypothesis.

Key words: Bucculatricidae, Bucculatrix, phylogenetic analysis

ВВЕДЕНИЕ

Семейство кривоусых крохоток-молей Bucculatricidae включает свыше 250 видов мировой фауны, принадлежащих к крупному роду *Bucculatrix* Zeller, 1839, а также к 2 монотипическим родам: австралийскому *Ogmograptis* Meyrick, 1935 и южноафриканскому *Leucoedemia* Scoble et Scholtz, 1984.

Род *Bucculatrix* распространен преимущественно в Голарктике и почти равно представлен в Старом и Новом Свете (приблизительно по 100 видов). Материал из других географических областей известен в основном по описаниям Э. Мейрика (Meyrick 1912–1916, 1916–1923, 1930–1936) и Уолсингэма (Walsingham 1907), а также по нескольким работам других авторов (Klimesch 1979; McClay et al. 1990; Mey 1999; Baryshnikova 2001; Mey 2004). Представители этого рода имеют пищевые связи со многими семействами цветковых двудольных растений, но большинство из них развиваются на сложноцветных. Род *Ogmograptis*, представленный одним видом *O. scribula* Meyrick, 1935, приурочен к эвкалиптам (Myrtaceae); его гусеницы проделывают длинные, извилистые ходы в коре дерева. Род *Leucoedemia* также представлен одним видом *L. ingens* Scoble et Scholtz, 1984, гусеницы которого развиваются в однокамерных, образованных утолщениями стенок стебля галлах на *Ozoroa paniculosa* (Anacardiaceae).

История вопроса. Положение сем. Bucculatricidae в тинеоидном комплексе чешуекрылых остается не до конца выясненным. Его часто относят к надсем. Tineoidea (Kyrki 1984; Robinson 1988; Кузнецов и Стекольников 2001), иногда объединяя с Gracillariidae и несколькими другими семействами в серию Gracillariiformes (Heppner and Inoue 1992; Heppner 1998). В другой недавно предложенной классификации (Davis and Robinson 1999) сем. Bucculatricidae отнесено к надсем. Gracillarioidea, которое рассматривается в качестве сестринской группы к Tineoidea. При обсуждении филогенетических связей таксонов тинеоидного комплекса чешуекрылых Кузнецов и Стекольников (2001) подтвердили высказанное нами ранее (Кузнецов и др. 1988) мнение о значительной обособленности Bucculatricidae от сем. Gracillariidae, образующего отдельное надсем. Gracillarioidea, и включили Bucculatricidae в состав Tineoidea вместе с семействами Roeslerstamiidae и Douglasiidae, как это предлагал Кирки (Kyrki 1984). Следуя классификации Кузнецова и Стекольникова, я рассматриваю Bucculatricidae в составе надсем. Tineoidea.

Систематика Bucculatricidae остается не разработанной, и до сих пор не предлагалось гипотезы родственных связей трех родов этого семейства. Особенно дискуссионной остается таксономическая структура рода *Bucculatrix*, который, несмотря на значительную гетерогенность, принято сохранять целостным, лишь выделяя внутри него группировки видов (Braun 1963; Сексяева 1994). Предложенные ранее мною для Палеарктической фауны 11 групп видов кривоусых крохоток-молей были основаны главным образом на признаках строения генитального аппарата самцов. Предполагалось, что эволюция в этом роде шла по трем главным направлениям (Сексяева 1994, 1998).

Первое направление эволюции представлено почти всесветно распространенной группой *gnaphaliella*, большинство видов которой не обнаруживают архаичных признаков и имеют в основном единообразный план строения гениталий самцов. Однако следует заметить, что предковые виды, давшие начало этому направлению, очевидно, отделились от общего ствола весьма рано. Об этом можно судить по небольшой выделенной Браун (Braun 1963) неарктической группе, состоящей из 16 видов, которой мы даем здесь название *magnella*. Виды группы *magnella*, как и в группе *gnaphaliella*, связаны со сложноцветными растениями и имеют сходное строение гениталий самцов, но заметно отличаются биологическими и

другими особенностями гусениц; кроме того, они сохраняют архаичные признаки в генитальном аппарате самок.

Второе направление эволюционного развития в роде *Bucculatrix* было охарактеризовано сильной редукцией всего генитального кольца (аннулуса) у самцов, сопровождающейся развитием мощного эдеагуса с везикой, содержащей ряд мелких корнутусов. Эта линия развития представлена одной маленькой группой *bechsteinella*, четыре известных представителя которой трофически связаны с розоцветными. Сравнение гениталий самок этих трех видов также показывает их сходную морфологическую специализацию. Отдельные виды данной группы приурочены соответственно к Западной Палеарктике, Восточной Палеарктике и Неарктике, являясь викариантами. Однако естественные ареалы этих видов могут расширяться при завозе их в новые регионы вместе с плодовыми и декоративными кормовыми растениями.

Третье эволюционное направление связано с сильной редукцией только одной из частей аннулуса (тергальной или стернальной), что обычно сопровождается усилением другой части и возникновением разнообразных вторичных изменений в гениталиях самцов. В ходе настоящего исследования было установлено, что это направление эволюции в роде *Bucculatrix* характеризуется также разнообразными модификациями VII и VIII сегментов брюшка самок и другими специализациями их копулятивного аппарата. Предварительный анализ отмеченного здесь разнообразия преобразований генитального аппарата показал, что в пределах этого общего направления развитие шло несколькими относительно независимыми путями. Представители этого направления встречаются по всему ареалу рода, образуя ряд видов-двойников.

Вместе с тем, исследование некоторых новых и ранее не изученных автором в морфологическом плане видов рода *Bucculatrix* выявило наличие у них уникальных признаков строения генитального аппарата самцов и самок. Эти виды не удалось ни поместить в уже очерченные морфологические группы, ни ассоциировать с предложенными основными направлениям эволюции в пределах рода. Оставались также не установленными синапоморфные признаки, позволяющие судить о родственных связях внутри рода *Bucculatrix*, этого обширного и экологически и морфологически разнообразного таксона. Не было предложено и гипотезы родственных связей для нескольких видовых групп, сохраняющих ряд примитивных признаков в строении генитального аппарата самцов.

В задачу данного исследования входило выявление филогенетических связей между группами видов роде *Bucculatrix* методами парсимониальной кладистики. С этой целью было проведено дополнительное изучение морфологии копулятивного аппарата самцов, а также впервые для Палеарктики были исследованы в сравнительном аспекте гениталии самок. Кроме того, проанализированы некоторые морфологические и биологические признаки преимагинальных стадий, а также тенденции в пищевой приуроченности представителей разных групп к тем или иным семействам растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужила коллекция чешуекрылых Зоологического института Российской академии наук (ЗИН), в которой представлено большинство палеарктических видов рода *Bucculatrix*. Всего исследовано свыше 60 видов, которые были сгруппированы в 16 видовых групп.

Выбор таксонов, использованных в анализе. В анализе в качестве операциональных единиц были использованы 16, предположительно монофилетических видовых группировок, поскольку в пределах этих групп виды различаются лишь незначительными и мозаично распределенными признаками.

В работе Сексяевой (1994) было выделено 11 видовых групп рода *Bucculatrix*: *albedinella, albella* (= *paliuricola*), *armata, bechsteinella* (= *crataegi*), *cidarella, demaryella, formosa, frangutella, gnaphaliella, lavaterella* (= *pectinella*) и *ulmella*. По сравнению с предыдущим составом этих групп нами были проведены следующие изменения.

В состав группы *formosa* был добавлен недавно описанный из Намибии вид *B. hobohmi* Mey, 2004, который оказался морфологически сходным с *B. formosa* Puplesis et Seksjaeva, 1992 (Mey 2004).

В состав группы *bechsteinella* вошел новый вид *B. malivorella* Baryschnikova, 2007, описанный из Средней Азии (Baryshnikova 2007), а в состав группы l*avaterella* – *B. pectinifera* Baryshnikova, 2007, описанный с Дальнего Востока России (Baryshnikova 2007).

Кроме того, устанавливаются две новые группы видов (*basifuscella* и *endospiralis*) на основании признаков гениталий самцов: basifuscella по наличию базального вздутия эдеагуса и продольному ряду шиповатых корнутусов, а endospiralis по присутствию спиралевидных структур в эдеагусе.

Первая группа включает два вида: малоазиатский *B. basifuscella* Staudinger, 1880 и европейский *B. cantabricella* Chrétien, 1898; вторая группа включает пять видов: *B. endospiralis* Deschka, 1981 (Ближний и Средний Восток), *B. jiblahensis* Mey, 1999, *B. yemenitica* Mey, 1999, *B. nigrovalvata* Mey, 1999 (все описаны из Йемена: Mey 1999) и *B. longispiralis* Baryshnikova, 2001 (Непал).

В анализ были включены и три не исследованные мною неарктические группы (*ceanothiella, ilecella* и *magnella*), выделенные на основании литературных данных (Braun 1963). Группа *ceanothiella* включает три неарктических вида: *B. anaticula* Braun, 1963, *B. disjuncta* Braun, 1963 и *B. ceanothiella* Braun, 1918. Группа *ilecella* включает единственный неарктический вид *B. ilecella* Busck, 1915, но к ней следует отнести и два неотропических вида, недавно описанных с Галапагосских островов: *B. caribbea* Davis et Landry 2002 и *B. cordiaella* Davis et Landry, 2002 (Davis et al. 2002). Группа *magnella* насчитывает 16 видов: *Bucculatrix magnella* Chambers, 1875, *B. niveella* Chambers, 1875, *B. fusicola* Braun, 1920, *B. solidaginiella* Braun, 1963, *B. montana* Braun, 1920, *B. needhami* Braun, 1956, *B. longula* Braun, 1963, *B. simulans* Braun, 1963, *B. parvinotata* Braun, 1963, *B. ochritincta* Braun, 1963, *B. viguierae* Braun, 1963, *B. micropunctata* Braun, 1963, *B. inusitata* Braun 1963, *B. seneciensis* Braun, 1963, *B. bicristata* Braun, 1963 и *B. cuneigera* Meyrick, 1919.

В качестве дальней внешней группы был выбран гипотетический предок с плезиоморфным состоянием всех тестируемых признаков. Южноафриканский вид *Leucoedemia ingens*, демонстрирующий архаичное состояние большинства этих признаков, был выбран в качестве близкой внешней группы.

Австралийский род *Ogmograptis* не был использован в анализе, так как отсутствуют данные о строении генитального аппарата самцов *O. scribula*, единственного принадлежащего к нему вида. Признаки же, известные по первоописанию Мейрика (1935), свидетельствуют о вероятной архаичности этого рода. К их числу относятся: относительно крупный размер имаго (размах крыльев 10–11 мм), голова без пучка чешуек на темени, наличие простых глазков, а также развитие гусениц в ходах, проделываемых в коре. Простые глазки в целом не характерны для Tineoidea; они развиты у Douglasiidae и некоторых Eriocottidae, но отсутствуют у Tineidae, Acrolophidae, Roeslerstammiidae. Редукция глазков, по-видимому, происходила в надсемействе параллельно с другими редукционными изменениями морфологических структур (Кузнецов и Стекольников 2001). Главным признаком, говорящим в пользу принадлежности рода *Ogmograptis* к сем. Bucculatricidae, служит ребристый кокон, и этот признак пока остается единственной установленной синапоморфией трех родов, относимых к сем. Bucculatricidae. Такое строение кокона известно еще только у нескольких представителей принадлежащего к сем. Gracillariidae неарктического рода *Cremastobombycia* Braun. Интересно отметить, что виды этого рода, единственные среди молей-пестрянок, подобно многим Bucculatricidae трофически связаны со сложноцветными растениями.

Кладистический анализ. Всего в анализе было использовано 18 терминальных таксонов и 35 признаков строения генитального аппарата самцов и самок и биологических особенностей гусениц (Табл. 1). Шесть признаков содержали аутапоморфные состояния. Аутапоморфные признаки были включены в анализ в диагностических целях. Матрица признаков составлена в программе NDE (Page 2001). Состояние признаков в дистантной внешней группе было обозначено как “0”, во внутренней группе как “1, 2 ...”. Гипотезы о направлении эволюции выбранных для анализа признаков выдвигались на основании сравнения морфологии и биологии Bucculatricidae с другими таксонами Tineoidea и Gracillarioidea, а также некоторыми группами монотризных чешуекрылых. Признаки не ордировались и первоначально не взвешивались. Филогенетическая реконструкция была осуществлена с позиций максимальной парсимонии с применением программы PAUP 4.0.1. (Swofford 2001). Поскольку в анализе задействовано всего 18 таксонов была выбрана точная поисковая стратегия Branch and Bound.

Таблица 1. Таксон-признаковая матрица рода *Bucculatrix*.

Table. 1. Taxon-character matrix of the genus *Bucculatrix*.

Виды Species	Признаки Characters 1 1111111112 2222222223 33333 1234567890 1234567890 1234567890 12345
Гипотетическая внешняя группа Hypothetical outgroup	0000000000 0000000000 0000000000 00000
Leucoedemia	0100000000 ?01000000? 0000000000 00000
albedinella	1001011111 1101011011 1101100110 00110
albella	1001111111 ?101001001 0101000110 00000
armata	????111121 1111111011 1101100110 10000
basifuscella	100?111121 1111111111 1001100110 ?0100
bechsteinella	1004111111 1111111011 1101100111 10100
ceanothiella	1001111110 ?101011101 0101000111 00000
cidarella	1005111111 1111111011 0111100111 10000
demaryella	1005111111 1111011011 1111100111 10000
endospiralis	????111110 1100010001 1101001110 00000
formosa	????111110 ?101000001 1101000?11 00000
frangutella	1001011111 1111111011 1001100111 10100
gnaphaliella	1013111111 0111011000 0101110111 00000
ilecella	1001111120 1011011011 1?0?100111 00100
lavaterella	1002111111 1011001001 0000000111 11000
magnella	0103011111 0111001000 0101000111 00000
ulmella	1005111111 1111111011 0111100111 10001

АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ

1. Гусеницы: галлообразователи или стеблевые бурильщики (0); листовые минеры (1). Подавляющее большинство представителей сем. Bucculatricidae имеют гусениц, которые в младших возрастах обычно минируют листья, а позже (чаще всего в третьем возрасте) покидают мину, линяют в специальном “линочном коконе”, а затем скелетируют листья с нижней стороны или же выгрызают в них “окна”. Гусеницы другой экологической группы, приуроченной к Северной Америке, известны как стеблевые бурильщики, по крайней мере в старших возрастах, или как галлообразователи (Braun 1963). Утрата способности к минированию листьев ранее рассматривалась в качестве апоморфной особенности надсем. Tineoidea (Robinson, 1988). Для другого, неродственного семейства монотризных минирующих чешуекрылых Nepticulidae бурение корней, минирование коры или наружное питание рассматривались как производные от листового минирования (Nieukerken 1986); основой тому служила гипотеза о первичности развития фитофагии у чешуекрылых в форме именно листового минирования. Действительно, обнаружение древнейших мин чешуекрылых из примитивного сем. Heterobathmiidae (Kristensen and Nielsen 1983) на ископаемых листьях *Notofagus* косвенно свидетельствует в пользу возникновения фитофагии как скрытного способа питания. Гипотеза о происхождении листового минирования непосредственно из детритофагии в другом примитивном семействе зубатых молей Eriocraniidae, обсуждалась Загуляевым (1998). Наиболее вероятным кажется предположение о полифилетическом происхождении минирующего образа жизни (Герасимов 1952). Альтернативной является гипотеза однократного или двукратного возникновения минирования в истории развития отряда Lepidoptera (Powell et al. 1999). Обе ги-

потезы в последнее время активно обсуждаются (Синёв 1998; Kristensen 1994; Sinev 1998; Powell et al. 1999). В качестве вероятных путей возникновения минирования у чешуекрылых указывались переход от бурения в сердцевине стеблей или в коре стволов (Герасимов 1952). Подобным способом, через бурение в стеблях злаков, минирующий образ жизни мог возникнуть, например, в сем. Ochsencheimeriidae (Загуляев 1988), ранее сближавшемся с Tineidae, но в настоящее время отнесенном к иპономеутоидному комплексу чешуекрылых. Для молей надсем. Tineoidea и некоторых других чешуекрылых, принадлежащих к тинеоидному комплексу, исходным типом питания, по-видимому, все же была детритофагия. В пользу первичности детритофагии для Tineoidea свидетельствует ее распространение у представителей наиболее генерализованных линий сем. Tineidae – в подсемействах Scardiinae и Myrmecozelinae (Загуляев 1973, 1975). Аналогичное направление развития подразумевает и гипотеза о возможном появлении открыто питающихся дитризных чешуекрылых или их непосредственных предков в середине мелового периода как мицетофагов, детритофагов или ранних фитофагов покрытосеменных растений (Powell 1980). Таким образом, специализация питания в ходе эволюционного становления сем. Bucculatricidae могла привести сначала к стеблевому бурению или развитию гусениц в примитивных галлах, возникающих при стеблевом бурении (исходное состояние), а затем и к минированию листьев (производное состояние). Хотя у некоторых Bucculatricidae листовое минирование предшествует стеблевому бурению в онтогенезе, это, по мнению Герасимова (1952), может быть объяснено тем, что гусеницы младших возрастов чешуекрылых вообще более склонны к минирующему образу жизни, чем взрослые гусеницы. Галлообразование у Bucculatricidae, в отличие от такового у некоторых других групп как монотризных (например, *Ectoedemia* Busck из сем. Nepticulidae), так и дитризных (*Spulerina* Vari и *Phyllocnistis* Z. из сем. Gracillariidae) минирующих чешуекрылых, где такой способ питания, очевидно, является производным от листового минирования, может быть рассмотрено в качестве одного из способов стеблевого бурения. Развитие в стеблевых галлах известно также для ряда примитивных монотризных семейств (Cecidosidae, Adelidae) и принимается нами за исходный, наряду со стеблевым бурением, тип питания гусениц Bucculatricidae.

2. Гиперметаморфоз гусениц: не выражен (0); выражен (1). Модификационные изменения гусениц в роде *Bucculatrix* обычно происходят при их переходе от минирования к открытому питанию. Гетероморфизм гусениц при смене способа питания отмечен также во многих родах Gracillariidae и может сопровождаться увеличением числа гусеничных возрастов (Kumata 1978). Однако в обоих семействах отмечен еще и особый тип развития гусениц, сопровождающийся появлением особых непитающихся предкуколочных фаз. Подобный гиперметаморфоз известен для нескольких представителей сем. Bucculatricidae, а также для части Gracillariidae, чьи гусеницы во всех возрастах являются сокоедами. Проявление гиперметаморфоза в последнем семействе может также сопровождаться увеличением числа возрастов (некоторые Lithocolletinae, а также Phyllocnistinae) и возникновением не одной, а нескольких непитающихся фаз (Kumata 1978). Такое усложнение жизненного цикла на стадии гусеницы следует считать явно специализированным состоянием, хотя оно и отмечено у Bucculatricidae в наиболее архаичном роде *Leucoedemia*, для которого характерно питание гусениц в галлах. В роде *Bucculatrix* гиперметаморфоз также встречается только у тех видов группы *magnella*, гусеницы которых известны как галлообразователи (Braun 1963).

3. Минирование: происходит только в ранних возрастах или способ питания иной (0); на протяжении всей гусеничной стадии (1). Большинство видов рода *Bucculatrix*, для которых известна биология преимагинальных стадий, характеризуются минированием лишь в ранних гусеничных возрастах, с последующим переходом к питанию вне мин. Однако, для некоторых неарктических видов, а также для двух палеарктических видов, минирующих сложноцветные растения, был отмечен другой жизненный цикл: их гусеницы развиваются в минах во всех возрастах (Герасимов 1952; Braun 1963). Герасимов определяет временное минирование как переходную ступень к постоянному минированию, полагая, что гусеницы первоначально были лишь факультативными минерами в младших возрастах (Герасимов 1952). Гусеницы видов рода *Bucculatrix*, выходя из мин и приступая к открытому питанию, утрачивают многие морфологические признаки, свойствен-

ные минирующим формам. При этом виды, характеризующиеся облигатным минированием, имеют гусениц старших возрастов, морфологически сходных с гусеницами, питающимися открыто; лишь голова у них имеет форму, более близкую к прогнатической (Braun 1963). В эволюционно более продвинутом сем. Gracillariidae наблюдается последовательная специализация минирующего образа жизни: от временного минирования (например, в роде *Caloptilia* Hbn.) до облигатного минирования с питанием только соками растений (*Phyllocnistis* Z.).

4. Питание гусениц: на анакардовых (0); на падубовых и крушиновых (1); на мальвовых (2); на сложноцветных (3); на розоцветных (4); на древесных сережкоцветных растениях различных семейств (5). С семейством анакардовых связан единственный вид, принадлежащий к роду *Leucoedemia*, который демонстрирует наиболее примитивные черты морфологии и биологии. Следует заметить, что бурение в стволах Anacardiaceae отмечалось в литературе и для одного представителя сем. Tineidae, принадлежащего к роду *Harmaclona* из подсем. Harmacloninae (Davis Robinson 1999 со ссылкой на: Fletcher 1933), что может свидетельствовать о древних связях тинеоидных чешуекрылых с анакардовыми растениями. Интересно, что развитие в галлах на растениях из семейства анакардовых известно также для гусениц наиболее примитивных монотризных аделоморфных чешуекрылых сем. Cecidosidae (Powell 1980). Крушиновые и падубовые, согласно представлениям Тахтаджяна (1987), таксономически относительно близки. Виды кривоусых молей, трофически связанные с этими семействами растений, принадлежат к пяти группировкам, представители которых сохраняют многие архаичные морфологические признаки, поэтому наличие таких кормовых растений принято мною за весьма архаичную для рода *Bucculatrix* особенность. Наибольшее число апоморфных черт строения гениталий, обычно при почти полном отсутствии примитивных признаков, встречается среди видовых групп, гусеницы которых развиваются преимущественно на семействах сережкоцветных растений, так что такая пищевая специализация принимается как производная. Минирование на мальвовых, сложноцветных и розоцветных растениях рассматривается в качестве промежуточных признаков.

5. Имаго: относительно крупные, более 11 мм в размахе крыльев (0); мелкие, менее 11 мм в размахе крыльев (1). Процессы эволюции у минирующих чешуекрылых связаны с уменьшением размеров тела на всех стадиях жизненного цикла. Среди Bucculatricidae виды, демонстрирующие в среднем заметно более крупные размеры имаго, обычно сохраняют и другие примитивные черты строения. Поэтому относительно крупные размеры тела могут быть отнесены к исходному состоянию.

6. Голова: в прилегающих чешуйках (0); с пучком чешуек на темени (1). Хотя имаго большинства представителей примитивного дитризного надсем. Tineoidea имеют в той или иной степени приподнятые чешуйки на разных частях головы, прилегающий чешуйчатый покров встречается не столь уж и редко. Он известен, например, у некоторых Acrolophidae и характерен для Douglasiidae – семейства, весьма близкого к Bucculatricidae, но имеющего более архаичную морфологическую основу гениталий самцов (Кузнецов и Стекольников 2001). Гладкий покров головы имеется также в сем. Galacticidae, хотя принадлежность последнего к Tineoidea остается спорной (Davis and Robinson 1999). В роде *Leucoedemia* голова бабочек гладкая. Прилегающие чешуйки на голове отмечались Мейриком и в первоописании рода *Ogmograptis*, демонстрирующего ряд примитивных для Bucculatricidae признаков. Все сказанное выше позволяет предполагать, что голова с прижатыми чешуйками является для сем. Bucculatricidae первичным состоянием. Очень характерный короновидный пучок чешуек на темени имаго, особенно пышный у самцов, можно рассматривать как аутапоморфию рода *Bucculatrix*.

7. Нижнегубные щупики: трехчлениковые (0); одночлениковые (1). У имаго *Leucoedemia ingens* нижнегубные щупики еще трехчлениковые, тогда как у представителей рода *Bucculatrix* число члеников сокращается до одного.

8. Антенны: без вырезки на 1-м членике флагеллума (0); с вырезкой на 1-м членике флагеллума (1). Вырезка, создающая характерную кривизну усиков, возникает лишь в пределах рода *Bucculatrix* и обычно признается его аутапоморфией.

9. Ункус: развит, сочленен с тегуменом и раздвоен на вершине (0); редуцирован, но имеются парные тегминальные лопасти (1); редуцирован, тегминальные лопасти не развиты, тегумен мемб-

ранизован (2). В эволюции надсем. Tineoidea среди главных морфофункциональных изменений были отмечены преобразование двухлопастного 10-го тергита, тегминальных лопастей и парного гнатоса в непарные придатки, а также редукция тергальных придатков (Кузнецов и Стекольников 2001). По-видимому, в специализированном сем. Bucculatricidae преобразования тергальной области концевых сегментов брюшка у самцов пошли по пути их редукции в связи с общей пумилизацией, характерной для минеров. Плезиоморфное состояние ункуса, как производного 10-го тергита брюшка со следами парности, судя по рисунку гениталий самца при первоописании (Scoble and Scholtz 1984), сохраняется в роде *Leucoedemia*. У большинства представителей рода *Bucculatrix* сформировались не сочлененные с аннулусом парные тегминальные лопасти, и лишь у некоторых видов неарктической фауны развит ункус (Braun 1963), который, однако, скорее всего не гомологичен таковому у *Leucoedemia* и представляет собой каудальный вырост 9-го тергита. У некоторых представителей рода *Bucculatrix* отмечена сильная редукция или мембранизация тегумена, очевидно связанная с уменьшением размеров тела. Она известна в разных инфрародовых группах, в основном у очень мелких видов, и трактуется как производное состояние.

10. Сочленовный гнатос: имеется (0); отсутствует (1). В целом для Bucculatricidae характерна редукция гнатоса, но произошла она, очевидно, уже в пределах рода *Bucculatrix*. Дело в том, что хорошо развитый гнатос характерен не только для *Leucoedemia ingens*, но и для некоторых видов из наиболее архаичных групп рода *Bucculatrix*, например, *formosa* и *ceanothiella*. У более продвинутых представителей рода он не просматривается даже в виде рудимента, и его отсутствие принимается за производное состояние. Отсутствие гнатоса уже принималось в качестве апоморфии для надсем. Tineoidea, отмеченной и для Bucculatricidae (Robinson 1988).

11. Субскафиум: имеется (0); отсутствует (1). В морфологически более примитивном, чем Bucculatricidae, тинеоидном сем. Eriocottidae было отмечено одновременное присутствие и субскафиума, и ветвей гнатоса (Загуляев 1988). В роде *Bucculatrix* субскафиум в виде узкой продольной вентральной склеротизации анальной трубки представлен в двух, возможно трех, группах и гомологизирован с рудиментом гнатоса, так как последний срастается с ним (Braun 1963). Субскафиум, похожий на таковой в сем. Bucculatricidae, присутствует также в роде *Caloptilia* Hbn. и у некоторых других наиболее генерализованных Gracillariidae. Таким образом, его наличие в этих семействах можно признать унаследованным от общих тинеоидных предков, то есть исходным состоянием.

12. Вальвы: дифференцированы на куккулус и лопастевидный саккулус (0); простые, не дифференцированные (1). Дифференциация вальв на кукуллус и часто покрытый видоизмененными щетинками саккулус, наблюдающаяся в роде *Leucoedemia* и двух группах рода *Bucculatrix*, характерна и для многих подсемейств в сем. Tineidae, как генерализованных (например, Scardiinae: *Morophaga* H.-S.), так и более филогенетически продвинутых (Nemapogoninae, Meessiinae). Представители подсем. Meessiinae в строении гениталий самцов вообще имеют много черт сходства с Bucculatricidae, вероятно, унаследованных ими от общих тинеоидных предков. Это обстоятельство привело недавно даже к описанию вида *Bucculatrix apicipunctella* Deschka et Huemer 1997, внешне и по строению генитального аппарата самцов действительно весьма похожего на представителей рода *Bucculatrix*, но синонимизированного вскоре с *Novotinea liguriella* (Amsel 1950) из Meessiinae (Nel 1998).

13. Вальвы: с тонкими, заостренными вершинами или с апикальным или субапикальным шиповидными выростами (0); без шиповидных выростов на вершинах (1). У представителей групп *endospiralis* и *ceanothiella* вальва очень похожа на таковую у некоторых Eriocottidae, где в вершиной части кукуллуса имеется характерный вырост с шипом, а также у некоторых представителей монотризного сем. Prodoxidae (например, в роде *Greya* Busck). Вентральный предвершинный вырост вальвы, гомологизированный с рудиментом плезиоморфного саккулуса, отмечался в гениталиях самцов и в тинеоидном сем. Roeslerstammiidae (Кузнецов и Стекольников 2001). Пара шипов у вершины вальвы, которые несколько сдвинуты к ее костальному краю, отмечены также в группе *albella* рода *Bucculatrix*. Относительно длинные вальвы, сильно суженные к медиально загнутым и напоминающим шипы вершинам, встречаются у видов группы *albedinella*; они похожи на вальвы некоторых Myrmecozelinae (Tineidae), а также

напоминают вальвы отдельных представителей монотризного сем. Nepticulidae. Таким образом, в качестве плезиоморфного состояния принимаются вальвы более сложного строения, характерные для нескольких групп рода *Bucculatrix* с набором и других архаичных признаков генитального аппарата и сходные с таковыми в более примитивных тинеоидных семействах, а также в монотризных семействах Nepticulidae и Prodoxidae.

14. Юкста: имеется (0); отсутствует (1). В сем. Tineidae юкста отмечена для наиболее генерализованного подсем. Scardiinae (Загуляев 1973), а также для характеризующегося многими архаичными признаками подсем. Myrmecozelinae (Загуляев 1975). В сем. Bucculatricidae парная роговидная юкста описана у *Leucoedemia ingens*, где она связана с парным роговидным анеллусом (Scoble and Scholtz 1984). Крупная и, судя по рисунку гениталий голотипа, несущая следы парности юкста была также указана для *Bucculatrix endospiralis* (Deschka 1981). У всех других известных мне представителей семейства юкста отсутствует. Наличие юксты у двух названных видов, сильно отличающихся по строению гениталий самцов, но явно весьма архаичных, может свидетельствовать о первичности такого состояния у Bucculatricidae.

15. Аннулус: в виде полного кольца (0); модифицирован или значительно редуцирован (1). Нормально развитое генитальное кольцо с хорошо дифференцированным склеротизованным тегуменом и винкулумом, имеющим саккус, ранее уже было принято за исходное для рода *Bucculatrix* состояние (Сексяева 1994). Все модификации, связанные с редукцией дорсальной или вентральной частей аннулуса, или уменьшение и частичная мембранизация всего генитального кольца, являются, таким образом, производными состояниями.

16. Тегминальные лопасти: дифференцированы и отходят ниже заднего края тегумена (0); не дифференцированы или отходят от заднего края тегумена (1). В роде *Bucculatrix* тегминальные лопасти разными исследователями трактовались как соции (Braun 1963; Kuroko 1964) или как ункус (Svensson 1971). Мною они ранее (Сексяева 1994) были гомологизированы с ункальными социями, т. е.с образованиями, расположенными вентролатерально в основании ункуса. В связи с происходящей в роде *Bucculatrix* редукцией ункуса, эти выросты могли постепенно переместиться на край тегумена, приобретя каудальную ориентацию. В нескольких группах рода *Bucculatrix*, характеризующихся архаичными признаками строения генитального аппарата, тегминальные лопасти отходят ниже края тегумена; такое их положение и можно признать плезиоморфным.

17. Саккус или латеральные склеротизованные выросты винкулума: развиты (0); отсутствуют (1). В роде *Bucculatrix* наличие саккуса или латеральных выростов винкулума отмечено только у нескольких представителей, в общем характеризующихся примитивными признаками строения гениталий.

18. Базальное вздутие эдеагуса: отсутствует (0); имеется (1). Базальное вздутие эдеагуса наблюдается в ряде групп рода *Bucculatrix*, в том числе и в двух группах, в целом характеризующихся весьма примитивными морфологическими признаками. Однако наличие такого вздутия вряд ли можно принимать за плезиоморфное состояние. У некоторых представителей семейств ипономеутоидного комплекса (Plutellidae, Lyonetiidae) базальное вздутие эдеагуса вызывает модификацию мышечного аппарата гениталий, связанную с перемещением места прикрепления мышц m5 с основания эдеагуса в каудальном направлении (Кузнецов и Стекольников 2001). Два вида сем. Bucculatricidae с эдеагусом без базального вздутия, у которых была исследована мускулатура гениталий самцов, сохраняют обычное положение мышц m5, что может служить косвенным подтверждением первичности такого состояния этого признака в рассматриваемом семействе. Короткие, вздутые в основании эдеагусы у некоторых представителей родов *Infurcitinea* Spul. и *Lichenovora* Pet. из специализированного тинеидного подсем. Meesiinae (Загуляев 1979), очевидно, возникли параллельно и независимо.

19. Форма эдеагуса: тонкий, иногда чрезвычайно длинный, дистально слабо склеротизованный и разнообразно изогнутый (0); короткий, сильно склеротизованный, дистально прямой (1). Длинный, лишенный корнутусов трубчатый эдеагус принят в качестве исходного для надсем. Tineoidea (Кузнецов и Стекольников 2001). В большинстве видовых групп рода *Bucculatrix* наблюдается значительная модификация эдеагуса в форме укорочения и склеротизации его дистальной части.

20. Вершина эдеагуса: с желобком, несущим зубчики (0); без выраженного желобка (1). В

пределах Tineoidea эдеагус с зубчиками при вершине встречается в нескольких подсемействах сем. Tineidae, в том числе в архаичном подсем. Scardiinae и у некоторых представителей подсемейств Nemapogoninae и Tineinae. У Bucculatricidae желобок с зубчиками свойственен для видов из групп *magnella* и *gnaphaliella*, имеющих весьма слабо склеротизованный, тонкий эдеагус. Все это позволяет считать наличие такого желобка исходным состоянием.

21. Корнутусы эдеагуса: отсутствуют (0); имеются, обычно в виде продольного ряда шипов (1). Отсутствие корнутусов ранее указывалось среди первичных для Tineoidea состояний признаков (Кузнецов и Стекольников 2001).

22. Пектиниферы вальв: имеются (0); отсутствуют (1). Пектиниферы на вальвах самцов встречаются в целом ряде семейств монотризных чешуекрылых, например у Nepticulidae; в этом семействе их наличие рассматривалось в качестве возможной, хотя и спорной плезиоморфии (Nieukerken 1986; Puplesis 1994). В пределах Bucculatricidae пектиниферы сохраняются у видов с первичной дифференциацией вальв на кукуллус и саккулус и в группах *frangutella* и *basifuscella*, также имеющих весьма архаичное строение вальв. Исходя из этого, присутствие пектиниферов предварительно признается плезиоморфным признаком.

23. Анеллус: не образует лопасти или отростка, срастающихся с эдеагусом (0); сильно модифицирован и представлен лопастью или отростком, срастающимися с эдеагусом (1). Анеллус в виде прирастающих к стенке эдеагуса небольшой лопасти или желобовидного отростка отмечен в роде *Bucculatrix* у всех видов групп *demaryella* и *cidarella*, а также у некоторых видов группы *ulmella*. Такую значительную специализацию анеллуса, связанную с его редукцией, можно уверенно принять за производное состояние.

24. Выросты анеллуса: пара роговидных выростов (0); выросты иной формы (1). Склеротизованные ветви анеллуса, расположенные по бокам от эдеагуса, встречаются у некоторых монотризных чешуекрылых (род *Nematopogon*), а также в сем. Tineidae, причем как в генерализованном подсем. Scardiinae, так и у более продвинутых Nemapogoninae и Meesiinae (Загуляев 1964, 1973, 1979). Среди Bucculatricidae анеллус в виде роговидных латеральных выростов характерен для рода *Leucoedemia*. В пределах рода *Bucculatrix* такое состояние по меньшей мере для двух видов группы *lavaterella*, имеющих целый ряд архаичных признаков, поэтому есть все основания считать его плезиоморфным. Следует отметить, однако, что часть видов из других групп, а также некоторые неарктические представители группы *lavaterella*, демонстрируют промежуточное состояние признака, сохраняя латеральные участки склеротизации на уже трубчатом конусовидном анеллусе.

25. Число апофиз яйцеклада самки: с 2 парами апофиз (0); с 1 парой апофиз (1). Наличие двух пар апофиз, безусловно, является генерализованным состоянием. В роде *Leucoedemia* передняя, вильчатая пара апофиз хорошо развита, тогда как у большинства представителей рода *Bucculatrix* представлена единственная (задняя) пара апофиз. Весьма редуцированные передние апофизы сохраняются лишь в нескольких группах рода *Bucculatrix*, что обычно сочетается с другими архаичными морфологическими признаками. Можно предположить, что редукция передних апофиз, возникшая в пределах рода, является синапоморфией для большинства видовых групп.

26. Яйцеклад самки: обычного типа (0); модифицирован (1). Сильно модифицированный яйцеклад, в котором анальные сосочки преобразуются в своеобразный скребущий инструмент, рассматривается как очевидно производный признак. Он возник в пределах рода *Bucculatrix* и характерен только для части представителей группы *gnaphaliella*.

27. Проток копулятивной сумки: не закручен (0); спирально закручен (1). Проток, закрученный спиралью, не характерен для Bucculatricidae и известен мне лишь у двух видов, но среди других представителей Tineoidea спиральный проток наблюдается в специализированном подсем Meessiinae семейства настоящих молей, а также у некоторых молей-пестрянок подсем. Gracillariinae (Gracillariidae). Эволюционное значение этого признака остается неясным, и его полярность оценена предварительно.

28. Копулятивная сумка: с придатком (0); без придатка (1). Придаток копулятивной сумки не был обнаружен в роде *Bucculatrix*, но указан в описании *Leucoedemia ingens*. Этот придаток, описанный Кузнецовым (1915) в сем. Pieridae, иногда встречается у самок чешуекрылых. Хотя эволюционное значение признака не ясно, для

Bucculatricidae присутствие придатка копулятивной сумки предварительно принимается как плезиоморфное состояние, поскольку встречается в роде *Leucoedemia* наряду с определенно архаичными признаками.

29. Сигнум: слабо развит (0); хорошо развит (1). В пределах рода *Bucculatrix* сигнум варьирует от небольшого, иногда не замкнутого в кольцо образования из немногочисленных коротких шиповатых ребер до мощного кольца, занимающего все пространство копулятивной сумки.

30. Форма сигнума: сигнум: в виде шиповатой пластинки (0); в виде кольца из шиповатых ребер (1). Уникальный сигнум, возникающий в роде *Bucculatrix*, можно рассматривать как аутапоморфию этого рода; у *Leucoedemia*, сигнум имеет форму небольшой шиповатой пластинки, напоминающей таковую у некоторых Tineidae.

31. VII стернит брюшка самки: обычной формы (0); вытянут в склеротизованную, каудально направленную лопасть (1). Подобное преобразование VII стернита брюшка самки известно мне в надсем. Tineoidea только для нескольких видовых групп рода *Bucculatrix* (Рис. 4: 2), и возможно, связано с его вовлечением в процесс копуляции. Редукция VIII стернита и модификации VII сегмента довольно распространены в родственном надсем. Gracillarioidea.

32. VIII сегмент брюшка самца: не модифицирован (0); модифицирован (1). Усложнение строения прегенитального сегмента брюшка самца в целом для Tineoidea не свойственна и отмечена лишь в подсем. Myrmecozelinae из сем. Tineidae, где преобразован только стернит (Загуляев 1975), а также в сем. Eriocottidae, где видоизменяются и стернит, и тергит (Загуляев 1988). В пределах Buculatricidae это явление, очевидно связанное с вовлечением в процесс копуляции прегенитальных сегментов брюшка при общем уменьшении размеров имаго, обнаружено только в группе *lavaterella* рода *Bucculatrix*, где отмечены как модификация VIII стернита, так и всего сегмента (Braun 1963). В двух продвинутых подсемействах сем. Gracillariidae (Orniginae и Lithocolletinae) происходит дальнейшая специализация VIII стернита брюшка самцов, который разрастается в виде крупной лопастити становится опорой всего генитального аппарата (Кузнецов и Стекольников 2001).

33. Проток копулятивной сумки: без склеротизаций (0); снабжен шипами или имеет иные склериты (1). Наличие склеротизаций в стенках протока копулятивной сумки в целом не свойственно для Tineoidea. Лишь у Douglasiidae, часто сближаемых с Bucculatricidae, встречаются зубчики, а развитие склеритов или скоплений шипиков на границе склеротизованной и мембранозной частей протока копулятивной сумки характерно для самок настоящих молей подсем. Nemapogoninae (Загуляев 1964). Ряды мелких шипиков или склериты в протоке копулятивной сумки возникают по меньшей мере в четырех группах рода *Bucculatrix*, что, наряду с другими морфологическими признаками, можно рассматривать в качестве их синапоморфии.

34. Антевагинальная пластинка: простой формы или не развита (0); с каудально направленными роговидными выростами (1). Подобные выросты встречаются только в группе *albedinella* (рис. 4: 1) и, очевидно, является ее аутапоморфией. Сходные, хотя и менее развитые выросты антевагинальной пластинки, наблюдаются также у некоторых представителей рода *Caloptilia* Hbn. (Gracillariidae).

35. Винкулум: хорошо развит, обычно в виде широкой ленты или треугольный (0); редуцирован до тонкой, иногда почти нитевидной полоски (1). Вероятно, предковые формы Bucculatricidae обладали двулопастным аннулусом, как у *Infurcitinea* (Tineidae, Meessiinae), некоторых Gracillariidae или монотризных Nepticulidae. Следы разделения винкулума на две лопасти отмечены и для некоторых Bucculatricidae. Более или менее значительная редукция винкулума или всего IX сегмента может быть связана с олигомеризацией брюшных сегментов при уменьшении размеров тела имаго, вызыванной минирующим образом жизни. Среди представителей рода *Bucculatrix* нитевидный винкулум особенно характерен для видов с сильно модифицированными и усложненными вальвами, дорсальные лопасти которых срастаются, образуя вторичную лентовидную транстиллу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате кладистического анализа было получено 48 древ (tree length 70, CI 05 [для информативных признаков], RI 07). Согласованное древо (строгий консенсус) представлено на Рис. 1. Полученное древо весьма слабо разрешено. Поэтому нами было проведено апостериорное

Таблица 2. Список апоморфий.

Table 2. List of apomorphies.

Ветвь Branch	Признак Character	CI	Изменение Change
node_33 → *Leucoedemia*	2	0.5	0 ⇒ 1
node_33 → node_32	4	1	0 ⇒ 3
	6	1	0 ⇒ 1
	7	1	0 ⇒ 1
	8	1	0 ⇒ 1
	9	0.7	0 ⇒ 1
	10	0.2	0 ⇒ 1
	12	0.3	0 ⇒ 1
	14	0.5	0 ⇒ 1
	17	0.5	0 ⇒ 1
	22	0.2	0 ⇒ 1
	24	0.5	0 ⇒ 1
	28	0.5	0 ⇒ 1
	30	1	0 ⇒ 1
node_32 → node_31	1	1	0 ⇒ 1
	5	0.3	0 ⇒ 1
node_31 → node_30	4	1	3 → 1
	11	1	0 ⇒ 1
	20	1	0 ⇒ 1
node_30 → node_29	13	0.3	1 ⇒ 0
node_29 → node_28	10	0.2	1 → 0
	16	0.3	0 ⇒ 1
node_28 → node_27	21	0.5	0 ⇒ 1
node_27 → node_25	10	0.2	0 → 1
	19	1	0 ⇒ 1
	25	0.5	0 ⇒ 1
	33	0.3	0 ⇒ 1
node_25 → *albedinella*	5	0.3	0 ⇒ 1
	30	0.2	1 ⇒ 0
node_23 → node_22	4	1	1 → 5
	33	0.3	1 → 0
node_22 → node_19	9	0.7	1 ⇒ 2
	30	0.2	1 ⇒ 0
node_19 → *basifuscella*	18	0.5	0 ⇒ 1
	22	0.2	1 ⇒ 0
	33	0.3	0 → 1
node_22 → node_21	23	1	0 ⇒ 1
node_21 → node_20	21	0.5	1 ⇒ 0
node_20 → *ulmella*	35	1	0 ⇒ 1
node_21 → *demaryella*	15	0.5	1 ⇒ 0
node_23→ *bechsteinella*	4	1	1 ⇒ 4
node_23 → *frangutella*	5	0.3	1 ⇒ 0
node_24 → *ilecella*	9	0.7	1 ⇒ 2
	12	0.3	1 ⇒ 0
node_27 → node_26	17	0.5	1 ⇒ 0
node_26 → *endospiralis*	14	0.5	1 ⇒ 0
	27	1	0 ⇒ 1
	30	0.2	1 ⇒ 0
node_26 → *formosa*	16	0.3	1 ⇒ 0
node_28 → *ceanothiella*	18	0.5	0 ⇒ 1
node_29 → *albella*	30	0.2	1 ⇒ 0
node_30 → *lavaterella*	4	1	1 → 2
	12	0.3	1 ⇒ 0
	22	0.2	1 ⇒ 0
	24	0.5	1 ⇒ 0
	31	0.5	0 ⇒ 1
	32	1	0 ⇒ 1
node_31 → *gnaphaliella*	3	1	0 ⇒ 1
	16	0.3	0 ⇒ 1
	25	0.5	0 ⇒ 1
	26	1	0 ⇒ 1
node_32 → *magnella*	2	0.5	0 → 1

последовательное взвешивание (successive weighting), основанное на RC (Farris 1969). После взвешивания было получено 1 древо (tree length 32.3, CI 0.8 [для информативных признаков], RI 0.86). Его консенсус обладает более разрешенной топологией (Рис. 2). Список апоморфий приведен в Табл. 2.

Проведенный анализ подтвердил монофилию рода *Bucculatrix*, поддержанную 14 синапоморфиями. Из них пять апоморфий уникальны (6, 7, 8, 28, 30), а еще девять (4, 9, 10, 12, 14, 17, 22, 24 и 29) имеют гомопластическую природу.

Наиболее существенными признаками, обособляющими род *Bucculatrix* от рода *Leucoedemia*, являются: голова с пучком чешуек; вырезка 1-го членика флагеллума; одночлениковые нижнегубные щупики; сигнум в виде шиповатых ребер (Рис. 3: 1–4). Еще один очень характерный морфологический признак видов этого рода – наличие выворачивающегося чешуйчатого мешка в брюшке у самцов – в ходе данного анализа не тестировался, так как не удалось установить, развит ли он в роде *Leucoedemia*.

В полученном согласованном древе пять видовых групп (*magnella, gnaphaliella, lavaterella, albella, ceanothiella*) наиболее рано дивергировали от общего ствола. Несмотря на ряд продвинутых (аутапоморфных) признаков [*magnella* (*2*), *gnaphaliella* (*3, 26*), *lavaterella* (*32*)] большинство

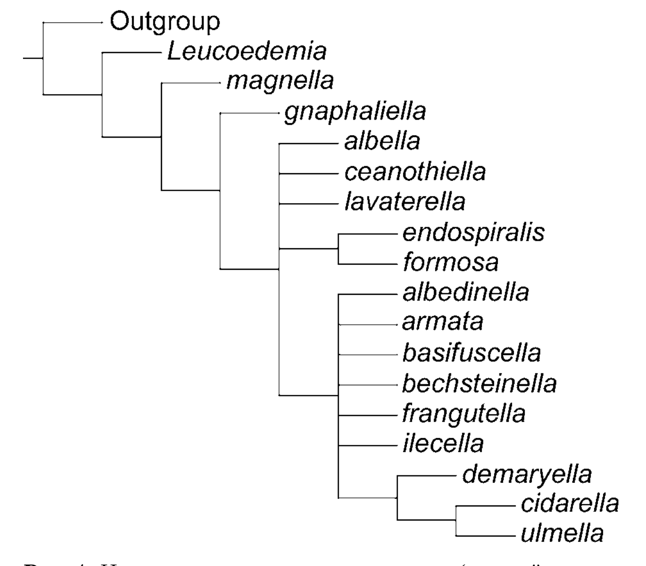


Рис. 1. Невзвешенное согласованное древо (строгий консенсус) рода *Bucculatrix*.

Fig. 1. Unweighted tree (strict consensus) of the genus *Bucculatrix*.

этих таксонов являются наиболее архаичными в пределах рода.

Остальные таксоны в пределах рода *Bucculatrix* объединяются в кладу, монофилия которой поддерживается одной синапоморфией (21); однако признак 21 в видовых группах *cidarella* и *ulmella* показывает возврат к исходному состоянию. Внутри этой клады выделяются еще две монофилетические подклады. Одна из них *endospiralis-formosa* подкрепляется реверсированным состоянием признака 17. Монофилию второй подклады поддерживают четыре синапоморфии (10, 19, 25, 33). Особенно надежной нам представляется синапоморфия 19, поскольку она является уникальной в пределах исследованного рода. Обособленное положение в этой подкладе занимает видовая группа *albidenella* (виды этой группы маркированы надежной синапоморфией 34). Другие таксоны составляют монофилетическую группу, которая поддержана единственной синапоморфией (13).

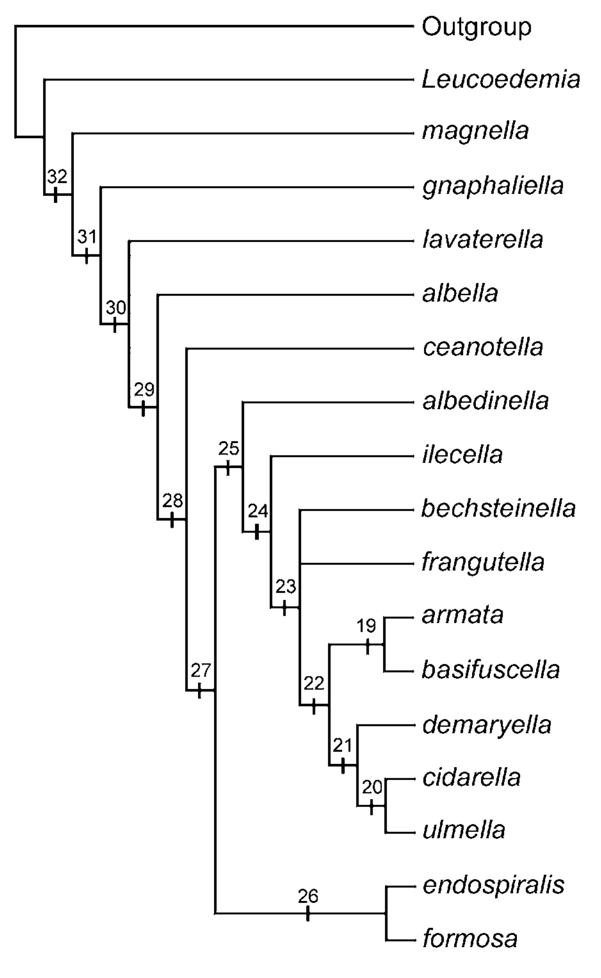


Рис. 2. Филогенетические связи видовых групп рода *Bucculatrix*. Список апоморфий приведен в Табл. 2.

Fig. 2. Phylogenetic relationships of the genus *Bucculatrix* (species groups). List of apomorphies is given in Table 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ перечисленных выше признаков, проведенный для рода *Leucoedemia*, а также для видовых групп рода *Bucculatrix* (Табл. 1), выявил для Bucculatricidae сочетание состояний морфологических и биологических признаков всех онтогенетических стадий, характерное в целом для Tineoidea (Кузнецов и Стекольников 2001).

Группа *lavaterella* единственная, которая сохраняет плезиоморфное состояние анеллуса в виде роговидных выростов по бокам эдеагуса (признак 24). Эта группа демонстрирует исходное состояние еще одного признака – наличие дифференцированного лопастевидного саккулуса (12). Однако отсутствие такого саккулуса в других группах рода *Bucculatrix* пока не может рассматриваться в качестве их четкой синапоморфии, так как, судя по рисункам гениталий при первоописаниях, оно наблюдается у представителей группы *ilecella*, не исследованных мной. Группа *lavaterella* характеризуется также 1 аутапоморфным признаком (32): модификацией VIII сегмента брюшка самцов. Гусеницы входящих в нее видов развиваются на мальвовых.

Группа *magnella*, наряду с гиперметаморфозом, установленным при развитии гусениц некоторых входящих в нее видов, имеет общее с группой gnaphaliella примитивное строение генитального кольца и эдеагуса у самцов, наличие субскафиума, а также сохранение рудиментов передней пары апофиз у самок. Самцы представителей группы *magnella* сохраняют примитивное положение тегминальных лопастей на тегумене, а иногда и присутствие структуры, напоминающей недоразвитый сочленовный гнатос; у самок некоторых видов присутствуют обе пары апофиз. Часть гусениц имеют примитивный для рода *Bucculatrix* способ питания – стеблевое бурение и галлообразование.

Группа *gnaphaliella*, хотя и характеризуется указанными выше примитивными признаками, но имеет две аутапоморфии (минирование на протяжении практически всей жизни гусеницы,

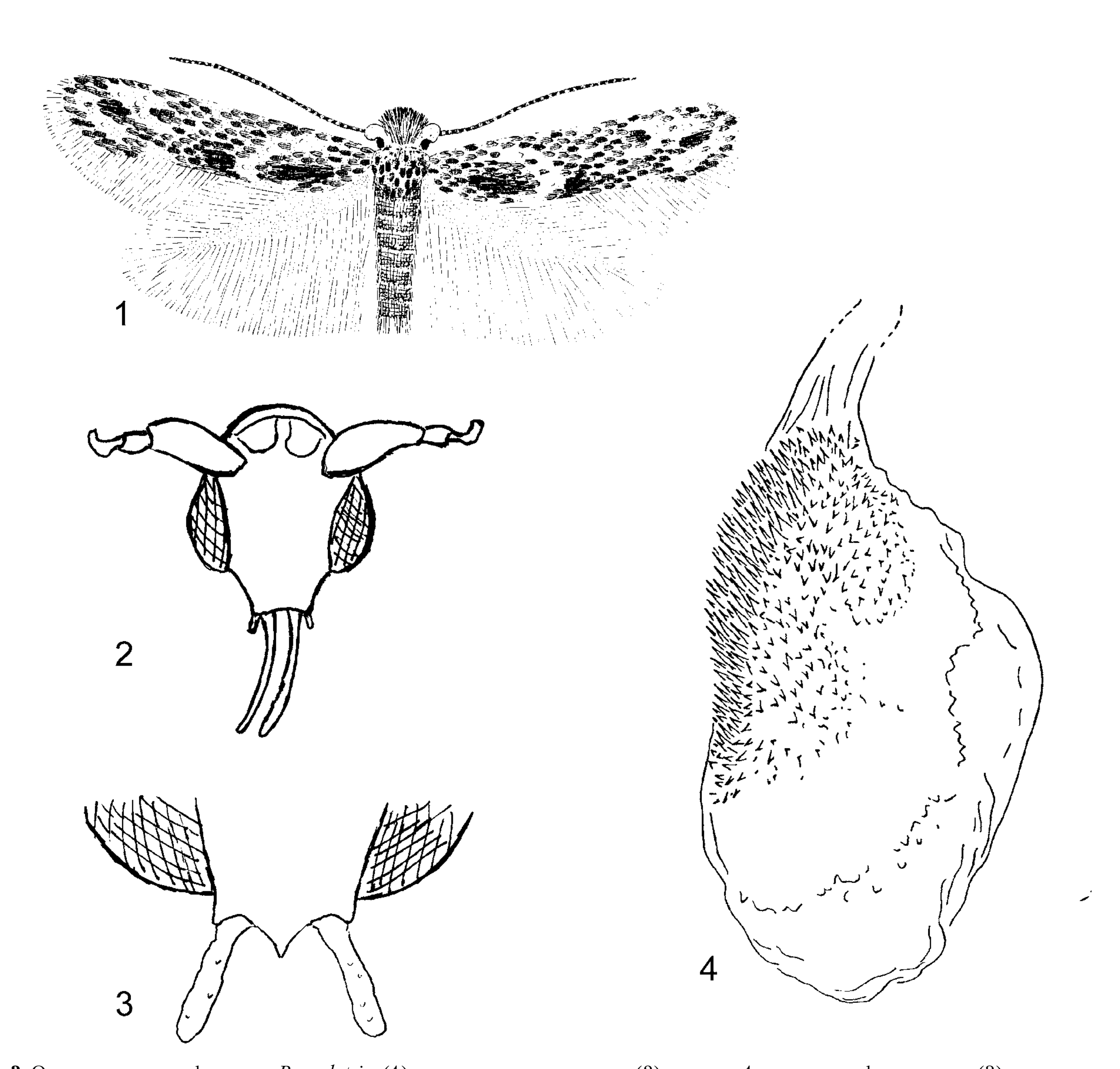


Рис. 3. Основные апоморфии рода *Bucculatrix*: (1) пучок чешуек на голове, (2) вырезка 1-го членика флагеллума, (3) одночлениковые нижнегубные щупики, (4) копулятивная сумка с шиповатым сигнумом.

Fig. 3. Principal apomorphies of the genus *Bucculatrix*: (1) scale tuft on the head, (2) notch of the first segment of flagellum, (3) one-segmented labial palpi, (4) bursa copulatrix with spinulous signum.

модификация яйцеклада у самок). Перемещение оснований тегминальных лопастей на край тегумена у представителей группы *gnaphaliella*, по сравнению с самцами видов из группы *magnella*, можно признать прогрессивной специализацией. Для представителей групп *magnella* и *gnaphaliella* характерна трофическая приуроченность к сложноцветным растениям.

Группу *ceanothiella* характеризует апоморфия – вздутие основания эдеагуса самцов (18), хотя в целом эта группировка может быть охарактеризована архаичными состояниями других признаков: наличием гнатоса у самцов и передней пары апофиз у самок, а также трофическими связями гусениц с семейством крушиновых.

Группа *albella* не имеет аутапоморфий; ее представители характеризуются плезиоморфным состоянием ряда анализируемых признаков: отхождением тегминальных лопастей ниже края тегумена у самцов, наличием передней пары апофиз

и слабым развитием сигнума у самок. Все представители данной видовой группы, для которых установлены кормовые растения, развиваются на крушиновых, что свойственно и для некоторых других архаичных таксонов рода.

В монофилетическая кладе, включившей все остальные анализируемые видовые группы, подклада *endospiralis-formosa* представляется более примитивной, так как ее представители имеют важную симплезиоморфию – наличие сочленовного гнатоса. Их кормовые растения не установлены.

Оставшиеся девять видовых групп образуют вторую подкладу (*albedinella* (*ilecella* (*bechsteinella, frangutella* (*armata-basifuscella*) (*demaryella* (*cidarella-ulmella*)))))). В ее пределах родство (*demaryella* (*cidarella-ulmella*)) поддержано одной синапоморфией: сильно модифицированным, сросшимся с эдеагусом анеллусом (23). Их объединяет также развитие гусениц на сережкоцветных растениях. Родство видовых групп (*albedinella* (*ilecella* (*bechsteinella, frangutella* (*armata-basifuscella*)))) поддержано одной синапоморфией: наличием шипов или иных склеротизаций в протоке копулятивной сумки (33) (Рис. 4: 1, 3). Представители входящих в нее таксонов демонстрирует разнообразные пищевые связи: в основном с крушиновыми (группы *albedinella* и *frangutella*), а также с падубовыми и, возможно, с бурачниковыми (группа видов *ilecella*), розоцветными (*bechsteinella*) и с нехарактерными в целом для сем. Bucculatricidae вьюнковыми растениями (*basifuscella*). Еще один характерный для всех групп второй клады морфологический признак, длинный ряд корнутусов в везике эдеагуса, по-видимому, следует считать гомопластическим, так как он появляется еще и в группах formosa и endospiralis из другой подклады.

Полученные результаты рассматриваются в качестве предварительных, и могут служить основой для дальнейшей разработки гипотезы родственных связей в роде *Bucculatrix* и в целом в сем. Bucculatricidae. Следует отметить, что результаты в целом согласуются с выводами, сделанными ранее на основе сравнительно-морфологического анализа гениталий самцов (Сексяева 1994), хотя группа *gnaphaliella* первоначально считалась наиболее продвинутой, а группа *bechsteinella* рассматривалась в качестве отдельного направления в эволюции рода.

Эволюционный сценарий рода *Bucculatrix*. Филогенетический анализ, при проведении которого признаки пищевой специализации тестировались наряду с морфологическими признаками имаго, а также с особенностями развития преимагинальных стадий, позволил по-новому взглянуть на последовательность освоения представителями рода *Bucculatrix* таксонов кормовых растений. Первоначально, исходя лишь из степени морфологической продвинутости их генитального аппарата, эта последовательность представлялась мне следующей: 1) крушиновые+падубовые, 2) мальвовые, 3) сложноцветные, 4) розоцветные и 5) сережкоцветные растения из семейств буковых и березовых. Полученная кладограмма также показала, что среди рано дивергировавших таксонов представители видовых групп *magnella* и *gnaphaliella* развиваются на сложноцветных, а развитие гусениц в видовых группах *albella* и *ceanotella* связано с крушиновыми. Еще одна архаичная группа *lavaterella* связана с семейством мальвовых.

Далее в истории рода намечается переход к питанию, с одной стороны, розоцветными (группа *bechsteinella*) и, с другой стороны, сережкоцветными растениями (группы *ulmella* – *demaryella* – *cidarella*). Остальные группы видов, согласно предлагаемой филогенетической гипотезе, сохранили связь с крушиновыми или падубовыми.

Таким образом, как и предполагалось мною ранее (Сексяева 1994), трофические связи с сережкоцветными оказываются наиболее "молодыми". Интересно, что для различных семейств недитризных минеров (Heterobathmiidae, Eriocraniidae, Nepticulidae) пищевые связи с буковыми и березовыми, напротив, оценивались как наиболее древние (Kristensen and Nielsen 1983; Nieukerken 1986; Загуляев 1998).

Некоторые виды рода *Bucculatrix*, причисленные к той или иной группе со вполне целой определенной направленностью пищевых связей, иногда демонстрируют приуроченность к другим, часто не близко родственным кормовым растениям, проявляя при этом многоядность. Например, вид *B. albedinella* (Zeller, 1839), входящий в группу *albedinella*, отдельные представители которой связаны с крушиновыми, отмечался на липах и вязах. Другой вид, *B. thoracella* (Thunberg, 1794), предварительно включенный в группу *ulmella*, трофически связан не только с более характерными для этой группы буковыми, но и с кленами, липами,

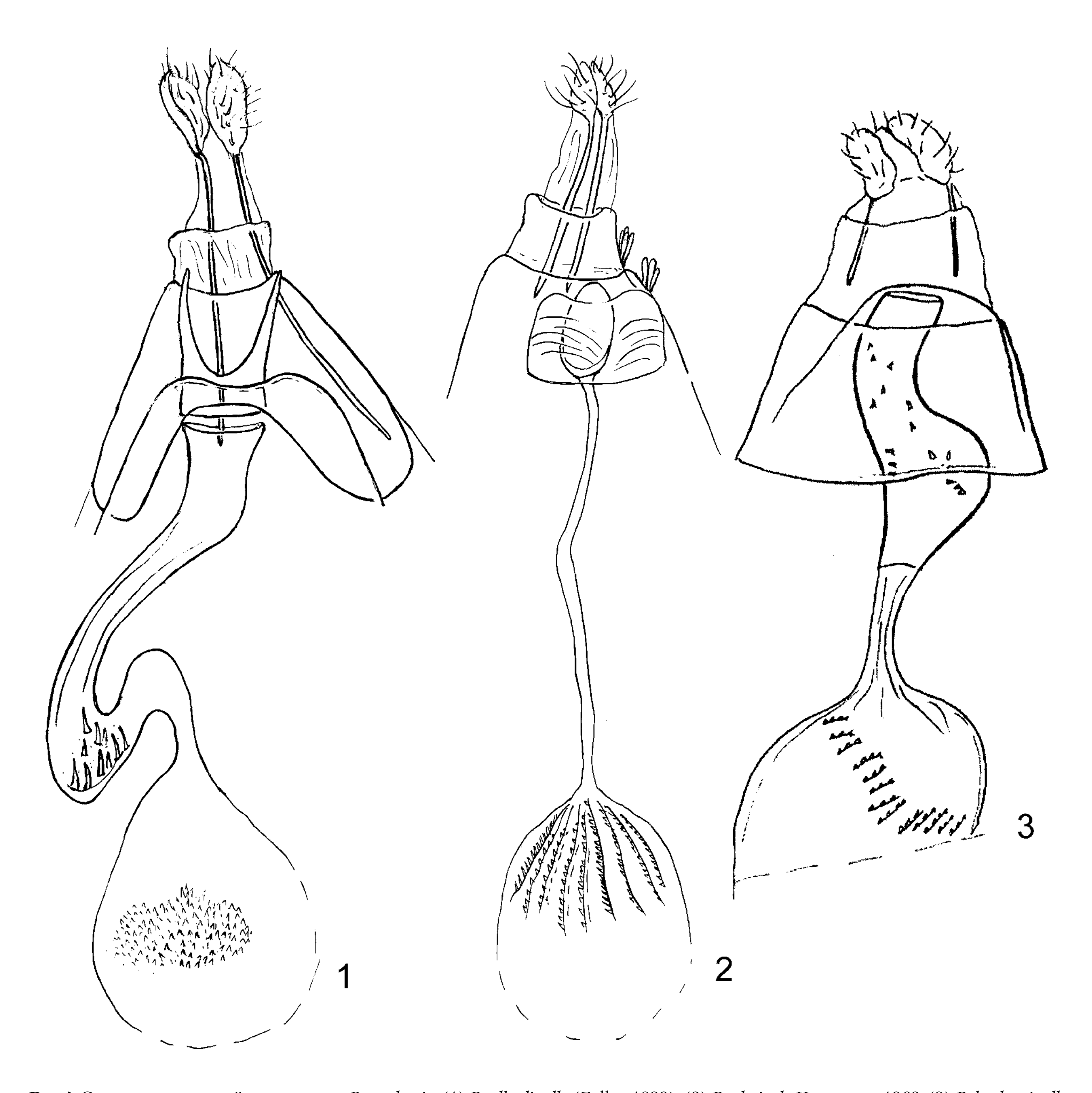


Рис 4. Строение гениталий самок в роде *Bucculatrix*: (1) *B. albedinella* (Zeller, 1839), (2) *B. ulmicola* Kuznetzov, 1962, (3) *B. bechsteinella* (Bechstein et Scharfenberg, 1805).

Fig. 4. Structure of female genitalia of the genus *Bucculatrix:* (1) *B. albedinella* (Zeller, 1839), (2) *B. ulmicola* Kuznetzov, 1962, (3) *B. bechsteinella* (Bechstein et Scharfenberg, 1805).

а также указывался на растениях из семейств березовых, розоцветных и на конском каштане (Burmann 1991). Данные о развитии гусениц у видов из двух неродственных групп (*albedinella* и *ulmella*) на липах, относящихся к порядку Malvales, а также на близких к этому порядку (а иногда и включаемых в него) вязах, может рассматриваться как дополнительное свидетельство древности трофической связи с мальвоцветными для рода *Bucculatrix* целом.

В группе *cidarella*, представители которой развиваются на ольхе и иногда березе, вид *B. cidarella* (Zeller, 1839) в литературе указывался и по выводке с *Myrica gale* (Michaelis 1982). Развитие вида, обычно связанного с березовыми, на мирте болотном из ботанического порядка Myricales, который имеет признаки морфологического сходства с Betulales (Тахтаджян 1987), можно объяснить вынужденным переходом (при отсутствии обычной кормовой базы), на сходное по химизму растение.

Кормовые растения, указанные Мейриком при описаниях некоторых, в основном тропических, видов рода *Bucculatrix* (Meyrick 1912–1916, 1916–1923, 1930–1936), не исследованных мною морфологически, в основном принадлежат к ботаническому порядку Malvales или к близким к нему таксонам, а также к сем. Convolvulaceae. С последним трофически связан еще лишь один вид: южно-европейский *B. cantabricella* предварительно объединенный мною на основании морфологических признаков гениталий с *B. basifuscella* в общую видовую группу из большой клады, характеризующейся разнообразными пищевыми связями.

Связь со сложноцветными растениями в истории развития рода *Bucculatrix* могла сложиться весьма рано. В группе *magnella* она сопровождается сохранением генерализованных черт морфологии и биологии, утраченных или лишь спорадично сохранившихся в других линиях Bucculatricidae. В остальных случаях ее сохранение ассоциировано с широким спектром состояний разных признаков: от плезиоморфных до ряда морфологических специализаций у представителей обширной клады *gnaphaliella*. Детали процесса освоения представителями рода *Bucculatrix* сложноцветных растений пока не ясны.

Находки ископаемых мин, отнесенных к сем. Bucculatricidae, датируются периодом от верхнего мела до олигоцена. Предполагается, что наиболее древние, меловые, мины связаны с платановыми растениями (Козлов 1988), а олигоценовые – с ильмовыми (Opler 1982). Приуроченность к платановым современных представителей семейства пока не выявлена. Олигоценовые же находки подтверждают относительную давность связей современных представителей рода с мальвоцветными или близкими к ним растениями. Впрочем, крайняя отрывочность ископаемых данных не позволяет с уверенностью подтвердить предложенную филогенетическую гипотезу о первичности связей с мальвовыми; можно лишь констатировать наличие таких связей уже в достаточно далеком прошлом. Поскольку для отдаленно родственного Bucculatricidae, но морфологически более продвинутого сем. Gracillariidae установлены мины более раннего, среднемелового возраста (Labandeira et al. 1994), можно предположить, что ископаемая летопись Bucculatricidae должна быть еще древнее, хотя следов ее пока не обнаружено.

Таким образом, проведенное исследование позволило реконструировать в общих чертах филогенетическую историю рода *Bucculatrix*. Задачами дальнейшей разработки системы и филогении сем. Bucculatricidae представляются обоснование филогенетических связей родов *Ogmograptis* и *Leucoedemia* и продолжение совершенствования таксономической структуры рода *Bucculatrix*. Последнее потребует уточнения родственных отношений между группами, объединившимися в крупные клады, для чего необходим поиск и тестирование дополнительных признаков, в том числе анализ особенностей распространения кривоусых крохоток-молей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен сотрудникам ЗИН: С.Ю. Синёву за ценные замечания при обсуждении статьи и Г.Ф. Барышникову за помощь при работе над рукописью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 01–04–49637), Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофонда” и с использованием коллекции Зоологического института РАН, имеющей поддержку Министерства науки и технологий Российской Федерации (контракт 02.452.11.7031).

ЛИТЕРАТУРА

Герасимов А.М. 1952. *Гусеницы, часть 1*. М.; Л., 338 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 56. Насекомые чешуекрылые. Т. 1, вып. 2).

Загуляев А.К. 1964. *Настоящие моли* (*Tineidae*). *Подсемейство Nematopogoninae*. М.; Л., 424 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 86. Насекомые чешуекрылые. Т. 4, вып. 2).

Загуляев А.К. 1973. *Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Scardiinae*. Л.,. 128 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 104. Насекомые чешуекрылые. Т. 4, вып. 4).

Загуляев А.К. 1975. *Настоящие моли* (*Tineidae*). *Подсемейство Myrmecozelinae*. Л., 426 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 108. Насекомые чешуекрылые. Т. 4, вып. 5).

Загуляев А.К. 1979. *Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Meesiinae*. Л., 406 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 119. Насекомые чешуекрылые. Т. 4, вып. 6).

Загуляев А.К. 1988. *Злаковые стеблевые моли. Семейства Ochsencheimeriidae и Eriocottidae*. Л., 302 с. (Фауна СССР, нов. сер., № 135. Насекомые чешуекрылые. Т. 4, вып. 7).

Загуляев А.К. 1998. Пищевые связи беззубых первичных молей (Lepidoptera, Eriocraniidae) и происхождение минирования. *Энтомологическое обозрение*, **77**: 764–773.

Козлов М.В. 1988. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida. С. 16–69 в кн.: А.Г. Пономаренко (Ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. Издательство "Наука", Москва.

Кузнецов В.И., Козлов М.В. и Сексяева С.В. 1988. К систематике и филогении минирующих молей сем. Gracillariidae, Bucculatricidae и Lyonetiidae (Lepidoptera), с учетом функциональной морфологии гениталий самцов. *Труды Зоологического института АН СССР*, **176:** 52–71.

Кузнецов В.И. и Стекольников А.А. 2001. Новые подходы к систематике чешуекрылых мировой фауны. *Труды Зоологического института РАН*, **282**: 1–462.

Кузнецов Н.Я. 1915. *Введение. Danaidae (Pieridae + Leptalidae auct.)*. Петроград, 204 с. (Фауна России. Насекомые чешуекрылые. Т.1, вып.1).

Сексяева С.В. 1993.Обзор кривоусых крохоток-молей (Lepidoptera, Bucculatricidae) фауны России. *Труды Зоологического института РАН*, **255**: 99–120.

Сексяева С.В. 1994. Видовые группы в роде *Bucculatrix* (Lepidoptera, Bucculatricidae) на основе морфологических признаков гениталий самцов. *Зоологический журнал*, **73**: 114–122.

Сексяева С.В. 1998. Сравнительный анализ морфологических структур имаго как основа систематики минирующих чешуекрылых. Труды IX съезда РЭО: 108–109.

Синёв С.Ю. 1998. Образ жизни древнейших чешуекрылых (Lepidoptera): детритофагия или минирование? Тр. IX съезда РЭО: 120–121.

Тахтаджян А.Л. 1987. *Система магнолиофитов*. Л.: Наука, 439 с.

Baryshnikova S.V. 2001. New species of bucculatricid moths from Nepal (Lepidoptera: Bucculatricidae). *Zoosystematica Rossica*, **10**: 167–170.

Baryshnikova S.V. 2007. New species of bucculatricid moths (Lepidoptera, Bucculatricidae) from Eastern Palaearctic. *Zoosystematica Rossica*, **17**: 285–288.

Braun A.F. 1963. The genus *Bucculatrix* in America north of Mexico (Microlepidoptera). *Memoirs of the American Entomological Society*, **18**: 1–208.

Burmann K. 1991. Beitrage zur Microlepidopteren-Fauna Tirols. XV. Bucculatricidae (Insecta: Lepidoptera). *Berichte Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, **78**: 161–172.

Davis D.R. and Robinson G.S. 1999. The Tineoidea and Gracillarioidea. Pp. 91–117 in: N.P. Kristensen (Ed.). Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Pt 35. Vol. 1. Evolution, systematics and biogeography. Berlin; New York.

Davis D.R., Landry B. and Roque-Albelo L. 2002. Two new Neotropical species of *Bucculatrix* leaf miners (Lepidoptera: Bucculatricidae) reared from Cordia (Boraginaceae). *Revue Suisse de Zoologie*, **109**: 277–294.

Deschka G. 1981. Blattminierende Lepidopteren aus dem Nahen und Mittleren Osten. IV. Teil. *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen*, **33**: 33–41.

Farris J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology,* **18**: 374–385.

Heppner J.B. 1998. Classification of Lepidoptera. Part 1. Introduction. *Holarctic Lepidoptera*, **5**, suppl. 1: 1–148 + 1–6.

Heppner J.B and Inoue H. (Eds).1992. *Lepidoptera of Taiwan. Vol. 1, pt. 2: Checklist.* Gainesville; Tokio, xlix + 276 p.

Klimesch J. 1978 (1979). Beitrage zur Kenntnis der Microlepidopteren-Fauna des Kanarischen Archipels. 2. Beitrag: Bucculatricidae, Gracillariidae, Phyllocnistidae, Lyonetiidae. *Vieraea*, **8**: 147–186.

Kristensen N.P. 1994. Evolutionary biology of primitive Lepidoptera: an overview. IX. European Congress of Lepidopterology (5–9 September, 1994, Lednice). Abstracts: 8–10.

Kristensen N.P and Nielsen E.S. 1983.The *Heterobathmia* life history elucidated: immature stages contradict assignment to suborder Zeugloptera (Insecta, Lepidoptera). *Zeitschrift für zoologische Systematic und Evolutionsforshung,* **21**: 101–124.

Kumata T. 1978. A new stem-miner of alder in Japan, with review of the larval transformation in the Gracillariidae (Lepidoptera). *Insecta matsumurana,* **13**: 1–27.

Kuroko H. 1964.Revisional studies on the family Lyonetiidae of Japan. *Esakia,* 4: 1–61.

Kyrki J. 1984.The Yponomeutoidea: a reassessment of the superfamily and its suprageneric groups (Lepidoptera). *Nota lepidopterologica,* **15**: 71–84.

Labandeira C.C., Dilcher D.L., Davis D.R. and Wagner D.L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U. S. of America*, **91**: 12278–12282.

Mey W. 1999. The genus *Bucculatrix* Zeller, 1839 in Yemen (Lepidoptera, Bucculatricidae). *Esperiana*, **7**: 239–244.

Mey W. 2004. Buculatricidae (Lepidoptera, Gracilarioidea). Pp. 65–74 in: W. Mey (Ed.) *The Lepidoptera of*

the Brandberg Massif in Namibia. Part 1. Esperiana. Buchreihe zur Entomologie. Memoir 1. Schwanfeld, Deutschalnd.

Meyrick E. 1912–1916. *Exotic Microlepidoptera, Part 1.* Marlborough, 640 p.

Meyrick E. 1916–1923. *Exotic Microlepidoptera, Part 2.* Marlborough, 640 p.

Meyrick E. 1930–1936. *Exotic Microlepidoptera, Part 4.* Marlborough, 642 p.

McCklay A.S., McFadyen R.E. and Bradley J.D. 1990. Biology of *Bucculatrix parthenica* Bradley sp. n. (Lepidoptera, Bucculatricidae) and its establishment in Australia as biological control agent for Parthenium hysterophorus (Aceraceae). *Bulletin of Entomological Research,* **80**: 427–435.

Michaelis H.N. 1982. *Bucculatrix cidarella* Zeller (Lepidoptera, Lyonetiidae) on Myrica gale. *Entomologist's Record and Journal of Variation*, **94**: 102–103.

Nel J. 1998. *Bucculatrix apicipunctella* Deschka & Huemer, 1997, synonyme de *Novotinea liguriella* Amsel, 1950 (Lep., Bucculatricidae, Tineidae). *Bulletin de la Société enomologique de France*, **103**: 354.

Nieukerken E.J. van. 1986. Systematics and phylogeny of Holarctic genera of Nepticulidae (Lepidoptera, Heteroneura: Monotrysia). *Zoologische Verhandelingen Rijksmuseum van Natuurlijke Historie te Leiden*, **236**: 1–93.

Opler P.A. 1982. Fossil leaf-miners of *Bucculatrix* (Lyonetiidae) on Zelkova (Ulmaceae) from Florissant, Colorado. *Journal of the Lepidopterists' Society, New Haven, Connecticut,* **36**: 145–147.

Page R.D.M. 2001. NDE: NEXUS Data Editor 0.5.0. University of Glasgow, Glasgow.

Pierce F.M. and Metcalfe J.W. 1935. *The genitalia of the Tineina*. T. Shell and Son, Liverpool, 116 p., 68 pls.

Powell J.A. 1980. Evolution of larval food preferences in Microlepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **25**: 133–159.

Powell J.A., Mitter Ch. and Farrell B. 1999. Evolution of larval food preferences in Lepidoptera. Pp. 403–422 in: N.P. Kristensen (Ed.). Lepidoptera, Moths and Butterflies. Handbook of Zoology. Pt 35. Vol. 1. Evolution, systematics and biogeography. Berlin, New York.

Puplesis R. 1994. *The Nepticulidae of Eastern Europe and Asia: western, central and eastern parts.* Backhuys, Leiden, 291 p.

Robinson G.S. 1988. A phylogeny for the Tineoidea (Lepidoptera). *Enomologica scandinavica*, **19**: 117–129.

Scoble M.J. 1992. *The Lepidoptera: form, function and diversity*. Oxford University Press, New York, xi + 404 p.

Scoble M.J. and Scholtz C.H. 1984. A new gall-feeding moth (Lyonetiidae: Bucculatricinae), from South Africa with comments on larval habits and phylogenetic relationships. *Sysematic Entomology*, **9**: 83–94.

Sinev S.Yu. 1998. Early history of Lepidoptera: saprophagy or phytophagy. XIth European Congress of Lepidopterology (22–26 March 1998, Malle, Belgium). Programme & Abstracts: 92–93.

Svensson I.1971. Scandinavian *Bucculatrix* Z. (Lep. Bucculatricidae). *Enomologica scandinavica*, **2**: 99–109.

Swofford D.L. 2001. 'PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other Methods). Version 4'. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Walsingham T. 1907. Microlepidoptera of Tenerife. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 911–1034.

Представлена Май 10, 2008; принята Август 4, 2008.